

北亚热带山地生物多样性的 长期监测研究及生态建设

谢宗强 徐文婷 申国珍 熊高明

中国科学院植物研究所 神农架生物多样性定位研究站 北京 100093

摘要 长期生态学监测和研究揭示了北亚热带森林生物多样性和生态系统的结构功能及维持机制，阐明了干扰对生物多样性和生态系统的影响过程；凝练出神农架自然遗产的全球突出价值，构建的“廊道-踏脚石-关键栖息地”保护体系提升了自然保护地的生态系统原真性和完整性；提出了重点生态功能区生物多样性保护和生态恢复的关键技术体系及应用模式。长期生态学研究为我国亚热带山地森林生态系统研究和生物多样性保护、生态建设和经济社会可持续发展提供基础理论和技术支撑。

关键词 神农架国家公园，三峡库区，世界自然遗产，物种共存，森林生态系统

DOI 10.16418/j.issn.1000-3045.20200828001

生物多样性变化与维持机制是认知和优化生态系统结构与功能的科学基础。秦巴山地是我国南北气候的分界线，以及东部平原区与西部高原区的过渡带。该区域动植物多样性极为丰富，是我国乃至全球同纬度生物多样性最丰富的地区，区内 2/3 的国土面积是禁止和限制开发区^[1]，其中包括 2 个中国生物多样性保护优先区域、1 处世界自然遗产、1 个国家公园、40 个国家级自然保护区。秦巴山地是 2 个国家重点生态功能区（三峡库区水土保持生态功能区和秦巴生物多样性生态功能区）的主体区域，是具有国家地理标志意义的重要生态安全屏障区^[2]，其在实施长江经济

带“大保护”战略和南水北调中线工程中具有十分重要的地位。截至 2015 年末，秦巴山地区内贫困人口 712 万，占全国贫困人口的 12.8%，因此脱贫攻坚是该地区社会发展的首要任务，而合理利用自然资源和充分发挥生态系统的服务功能是脱贫致富的解决之道。秦巴山地肩负生物多样性保护与生态系统功能维持的重任，厘清山地生物多样性和生态系统功能的维持与变化，有助于该地区主体功能的发挥，是区域的重大科技需求。

中国科学院神农架生物多样性定位研究站（以下简称“神农架站”）位于秦巴山地东段。神农架

资助项目：国家重点研发计划（2019YFD1100403）

稿件收到日期：2020年8月27日

站 20 多年的长期生态学监测和研究,为生物多样性保护优先区及大型工程影响区的自然保护与生态建设提供了重要的科技支撑,得到了各级政府及国内外同行的高度评价。

1 揭示神农架山地生物多样性及物种共存

1.1 揭示了植物生态位差异对物种共存的影响机制

长期监测研究发现,神农架山地的植物物种多样性、遗传多样性和动物功能群组均在其中海拔地段最大。在自然条件下,海拔梯度上物种多样性与遗传多样性呈正相关;在干扰条件下,物种多样性降低而遗传多样性并未发生显著变化,这颠覆了干扰后群落物种多样性和遗传多样性均降低的传统观点^[3]。植物个体差异和生境异质性相互作用促进物种共存,揭示了植物个体差异形成的生态位差异对物种共存的影响机制。

1.2 发现极小种群野生植物的适应和维持机制

从理论上构建生存力分析的模型和方法,阐明关键致濒因子,揭示极小种群野生植物的适应和维持机制。研究发现,极小种群野生植物种群增长率对存活率和增长率变化敏感。气候变暖已改变极小种群野生

植物物候节律,压缩其气候适宜分布区,从而增加了极小种群野生植物灭绝风险^[4]。

濒危植物瞬态种群增长率对存活率和增长率的变化敏感,而对繁殖率的变化则迟钝,这揭示了植物通过有性繁殖和无性繁殖共同完成结实的机制。研究阐明了地形和冰期后扩张对小种群植物领春木(*Euptelea pleiospermum*)遗传变异地理格局影响机制,发现领春木冰期分布区与当前分布区基本吻合,秦巴山地并非其遗传障碍,受冰期后分布区扩张的影响较弱,其分布区中南部有较大面积不适生境,分布区中北部有较大面积连续适宜生境(秦巴山地)(图1)^[5,6]。

1.3 阐明脊椎动物分布和入侵格局的决定因素

利用全球宏生态学手段研究发现:地形异质性、降水季节性、气温变化速率、最高温度和最低温度极值是决定脊椎动物分布的关键因素,而脊椎动物种分布格局与其入侵格局的决定因子并不一致^[7]。全球尺度上,57%的脊椎动物入侵区气候生态位发生了漂移,其中分布区面积狭小的物种更易发生生态位漂移^[8](图2)。物种入侵速率与当地同类群物种多样性正相关,与入侵区地形异质性负相关。高温下,物种现实气候生态位保守性最高,

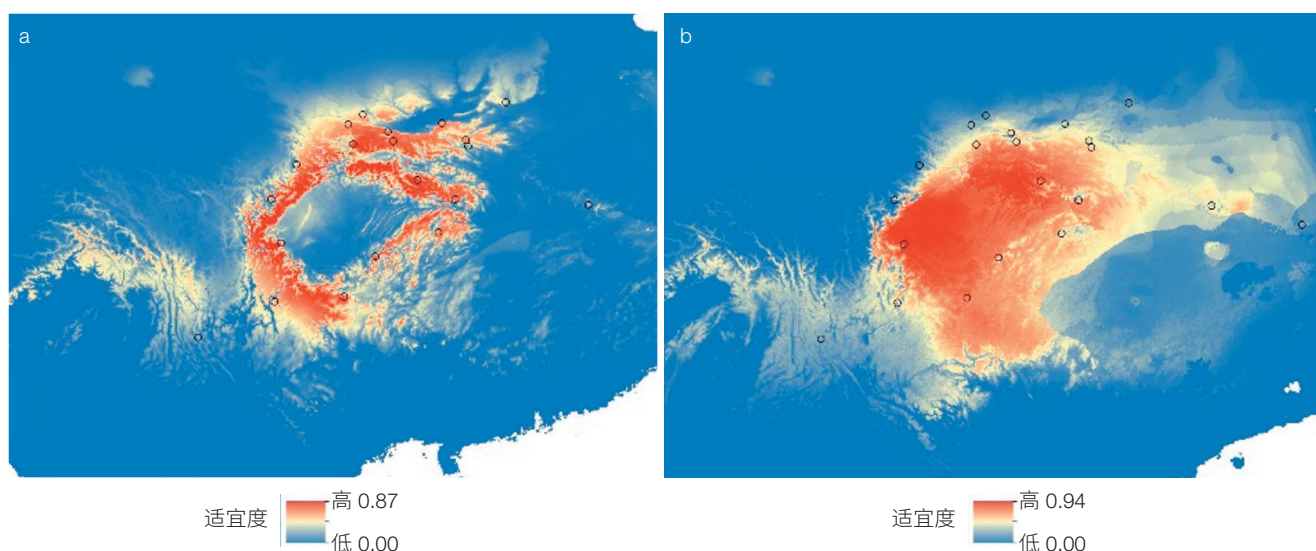


图1 小种群植物领春木的潜在分布区和生境适宜性^[5,6]

(a) 当前气候背景下的分布区和生境适宜性; (b) LGM-CCSM4 气候背景下的分布区和生境适宜性

入侵风险增加。未来气候变化情境下，外来脊椎动物入侵风险聚集在生物多样性热点区域^[9]。

2 亚热带典型森林的结构、功能及稳定性研究

2.1 揭示常绿和落叶阔叶树种凋落叶的分解机制

凋落叶是连接植被和土壤的关键载体，在森林养分循环中扮演着极其重要的作用。常绿和落叶树种具有相似的凋落叶养分浓度，通过叶片寿命和凋落叶产量等方式影响土壤养分含量^[10]。与全球尺度上的研究结果不同，中国南北气候过渡区的典型森林——常绿落叶阔叶混交林凋落叶分解受到物种性状多样性的制约和环境因素的影响；其中，凋落叶中镁（Mg）含量与其分解速率成反比（图3），常绿树种凋落叶分解对温度敏感，落叶树种分解对降雨量敏感。该研究证明Mg元素在阔叶树种凋落叶分解过程的关键作用，这改变了



图2 全球著名的4种外来入侵动物

(a) 美国牛蛙 (*Lithobates catesbeianus*)，可传播壶菌，从而导致其入侵区两栖动物种群数量下降，其也是许多小型脊椎动物的捕食者和竞争者；(b) 蔗蟾 (*Rhinella marina*)，对澳大利亚本土捕食者具有毒害作用；(c) 沙氏变色蜥 (*Anolis sagrei*)，本土蜥消费者；(d) 巴西彩龟 (*Trachemys scripta*)，本土龟类的竞争者

前人对不同叶习性树种在生态系统养分循环中角色的认识，有助于更为全面认识阔叶林凋落叶分解过程的内在调控机制^[11]。

2.2 揭示干扰对亚热带森林生态系统稳定性的影响

自然与人为干扰在生物多样性和生态系统稳定中



图3 制约不同类型森林凋落叶分解的关键因子^[11]

(a) 受降雨、磷元素限制的常绿阔叶林；(b) 受温度、磷元素和镁元素限制的常绿 - 落叶阔叶混交林；(c) 受温度、氮元素限制的落叶阔叶林

起着关键作用。野外试验发现间断性的自然干扰（如雪灾）的短期影响明显，导致亚热带森林生态系统中特异化动物种子传播过程瞬间阻断；而人为干扰延长了此相互作用的恢复过程，与生境破坏的耦合效应加剧了其灾变影响^[12]。这导致常绿阔叶树种的小径级个体的生长速率下降，幼苗更新受阻、森林群落结构和功能发生相应改变。

相对于间断性的自然干扰，慢性、连续人为干扰（如公路、薪柴砍伐）的影响周期长，从而导致了种子传播者群落受损、活动行为和觅食策略发生改变，影响其在种子传播过程中的调控作用^[13]。由于种子传播效率显著下降、更新距离变短及负密度效应失效，森林向单一化纯林演替、生物多样性下降，这给森林生态系统带来长期的影响。模型分析支持了野外观测研究的结果，证实空间干扰有利于长距离扩散种的维持，却严重制约局部扩散种的持久性^[14]。

2.3 阐明常绿落叶阔叶混交林林冠层水文过程

野外观测发现，神农架常绿落叶阔叶混交林降水的穿透率占森林总降雨量的 84.8%，平均变异系数为 27.27%，穿透量变异系数随降雨量和强度的增加而减小，当降雨量达到 25 mm 或降雨强度达到 2 mm/h 时基本达到恒定水平。可见，常绿落叶阔叶混交林的穿透降水在叶期（每年 5—10 月）的空间格局具有高度的时间稳定性，这可能导致土壤水分的空间异质性^[15]。

研究发现常绿树种产生树干径流的降雨量阈值比落叶树种小；树干径流百分比和漏斗比率（FR）与降水量呈对数上升（超过 50 mm 降水时不再大量增加），随树干基径的增加而减小，且常绿树种的比落叶树种的大^[16]。由于树皮形态和分枝结构的差异导致落叶树种的树干径流离子通量大于常绿树种。树干径流化学通量在生长季节波动很大，硝酸盐氮和铵态氮被保留，其他元素和化合物通过穿透和径流途径被过滤。

3 为神农架国家公园提供科技支撑

3.1 引领神农架成功申报世界遗产地

从 1996 年开始，神农架站科研人员在神农架地区先后建立了 300 余个生物多样性监测样地，长期监测研究神农架生物、气象、水文、土壤等自然驱动要素变化规律，掌握了神农架地区生物多样性地理分布、群落和种群特征、受威胁状况与变化趋势，出版了“神农架自然遗产系列专著”^[17]。神农架站科研团队主持的“湖北神农架申报世界遗产”项目，凝练出神农架的全球突出普遍价值：神农架是世界上落叶木本植物最丰富的地区，也是众多古老孑遗物种的避难所、珍稀濒危物种的栖息地和模式动植物标本的原产地；其保存的常绿落叶阔叶混交林完美展示了北半球该类生态系统的生物生态学过程，拥有的山地垂直自然带谱是东方落叶林生物地理省的杰出代表^[18]。这一成果得到世界自然保护联盟（IUCN）和联合国教科文组织（UNESCO）世界遗产委员会的高度认可，对湖北神农架 2016 年被正式列入《世界遗产名录》起到了关键支撑作用。

3.2 构建神农架“廊道-踏脚石-核心区”保护体系

基于神农架生物多样性本底及其全球突出普遍价值，划定具有原始自然状态生态系统和重要珍稀濒危、特有物种及其栖息地为核心区域。在分析东、西两片间缓冲区本底现状和目标类群需求基础上，遵循“廊道为主、踏脚石为辅”和“通道建设与护栏拆除并举”的原则，构建“廊道-踏脚石-核心区”连通生境的镶嵌式格局，实现神农架国家公园东、西两片区域间野生动植物的交流和生态系统功能的连通^[17,19]。在东、西两片间缓冲区的南部和北部各建廊道 1 条，在两条廊道之间的地带建踏脚石 4 处，拆除 209 国道护栏 30% 以上；在每条廊道内建 2 座上跨式通道，结合已有的 7 座下钻式通道，增强野生动物栖息地的连通性和完整性，推动整体保护、系统修复，实现

种群稳定繁衍，保护神农架国家公园的生物多样性（图4）。

4 建立三峡库区生态监测体系，研发植被恢复技术

三峡工程涉及的移民迁建、设施建设和水库淹没对库区生物多样性和陆地生态系统产生长期影响，并导致生态服务功能的改变，关系到水库的安全和长效运作，受到国内外的广泛关注。

神农架站承担三峡库区陆生植物监测任务。通过分析三峡库区生境岛屿化和库区陆生生境的破碎化进程，确立了开展岛屿生物地理学监测和研究的科学构想，提出了建立生境破碎化监测网络、完善自然保护区体系、实施景观规划3个缓减对策^[20]。在三峡库区 $5.8 \times 10^4 \text{ km}^2$ 的范围内，建立了由2个 1 hm^2 永久监测样地、24条固定监测样带、390个小型固定样地，以及众多临时调查样地组成的点、线、面相结合的生物多样性监测体系（图5），用以长期监测陆生植物多样性、典型群落结构与功能、外来入侵植物、古树名木与珍稀濒危植物及三峡水库的孤岛生境与种群变化。自1997年以来，监测成果通过《长江三峡工程生态与环境监测公报》中、英文版每年向全球公开发布。经过25年的监测，客观评价了三峡大坝建成前后三峡库区植物多样性状况及变化，为今后进一步监测和评估三峡工程对库区生态系统的影响提供了支撑。

4.1 监测研究了库区陆生植物群落变化

三峡库区植物群落分属5个植被型组、7个植被型、34个群系组、110个群系类型，其中61个森林群系、25个灌丛群系、24个草丛群系；共有野生高等植物299科1674属4797种，其中苔藓植物463种、蕨类植物371种、种子植物3963种。

库区森林具有较高的生物多样性，2005—2017年，除竹林外，森林总生物量增加了12.8%，极端低温和人为干扰因子是影响物种多样性和生物量变化的



图4 神农架国家公园“廊道-踏脚石-核心区”保护体系

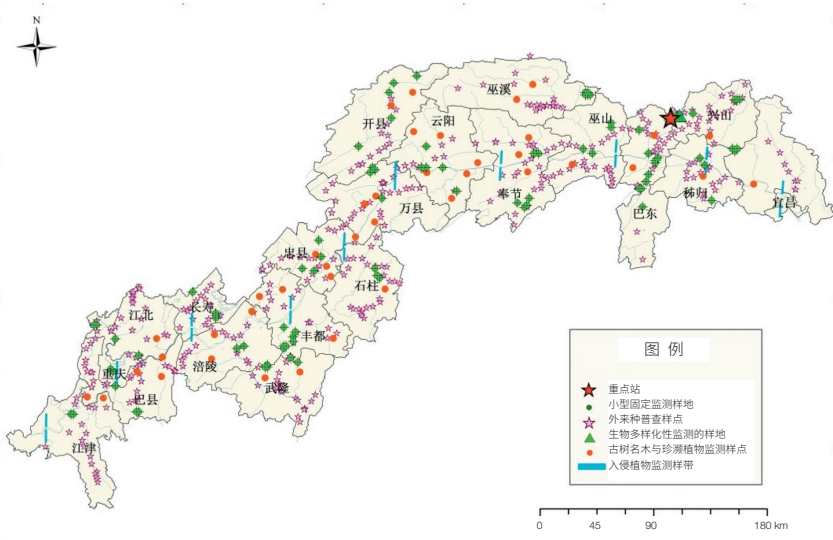


图5 三峡库区植物多样性长期监测体系

主导因子；灌草丛群系类型变化剧烈，处于正向演替阶段^①。库区珍稀濒危植物竞争力差，生存堪忧，需强化保护。

4.2 调查外来植物及其入侵性

库区外来植物入侵现象严重，入侵种的种类、数量和分布面积逐渐增加。库区现有外来入侵植物 75 种（隶属于 22 科 53 属），其中恶性入侵植物 21 种^②，包括空心莲子草、苏门白酒草、落葵薯、三叶鬼针草、大狼把草、一年蓬、小白酒草等。库区外来入侵植物存在扩散风险，重庆市涪陵区、巴南区、长寿区、丰都县、忠县、奉节县的部分地区扩散风险较高。

外来植物入侵受环境因子和人为干扰的共同影响，海拔、土壤类型和干扰强度是影响库区外来入侵植物分布的主要环境因素^③。库区外来入侵植物主要分布在海拔 600 m 以下，种类和多度分别占库区总量的 93.3% 和 72.2%。水稻土、紫色土和黄壤区域的外来入侵植物株密度显著高于其他区域。道路交通、码头、河流是外来种引入和传播的重要途径，充足的水热条件使其入侵成功，强度干扰活动便于其快速扩散。

4.3 研究库区消落带植物组成，研制植被恢复技术

大坝建设和运行会导致河岸植被急剧退化，并引发外来物种入侵。三峡库区消落带在筑坝后植物物种多样性急剧丧失，由原有的 769 种维管植物减少至 51 种，灌木所占比例显著下降，具有较高光合速率的一年生 C4 草本植物成为消落带植被的主导^{③[21]}。该研究对消落带植被恢复提供了物种筛选的理论支持，有助于维持水库河岸生态系统的生物多样性和生态功能。

针对水库消落带存在水土流失加剧、生物多样性

降低和面源污染等生态环境方面的突出问题，研发出消落带固土耐淹和截污去污型植物筛选、耐淹植物种植、草本植物种子包衣、多年生草本植物井字压条法繁殖、植被垂直配置、水生植物群落构建、植被景观恢复与维持等一系列技术。通过上述技术的集成，形成了一整套包括物种筛选、植物繁殖和栽培、物种配置、植被构建和群落维持等关键环节的消落带植被恢复和生态治理综合技术，并在重庆市忠县建立了长达 10 km、面积超过 100 hm² 的三峡水库消落带植被恢复和综合整治示范区，取得了显著的生态效益、社会效益和经济效益。

5 结语

25 年来，神农架站始终围绕国家生态建设的重大科技需求和国际长期生态学学科发展的需要，在生物多样性保育、森林生态系统功能及稳定性、生态系统恢复与重建等方面取得了一系列公益性的、原创性成果，解决了国家在生态建设和生态保护发展中亟须解决的关键问题，提升了在国际生态保护领域的地位；为区域经济与社会可持续发展提供了重要的科技支撑，在国内外产生了重要影响。神农架站的长期定位监测和研究，将继续在我国生物多样性保护和生态建设中发挥理论指导和技术支撑的重要作用。

参考文献

- 1 国家发展和改革委员会. 全国主体功能区规划. 北京: 人民出版社, 2015.
- 2 徐德龙, 潘云鹤, 李伟, 等. 秦巴山脉绿色循环发展战略. 中国工程科学, 2016, 18(5): 1-9.
- 3 Wei X Z, Jiang M X. Contrasting relationships between species

① 中华人民共和国生态环境部, 长江三峡工程生态与环境监测公报 2018.

② 中华人民共和国生态环境部, 长江三峡工程生态与环境监测公报 2019.

③ Zhang A Y, Xie Z Q. C4 herbs dominate the reservoir riparian zone of the Three Gorges Reservoir Area. Science of the Total Environment, 2020 (Accepted).

- diversity and genetic diversity in natural and disturbed forest tree communities. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 779-786.
- 4 Chen D D, Liao J B, Bearup D, et al. Habitat heterogeneity mediates effects of individual variation on spatial species coexistence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2020, 287(1919): 20192436.
 - 5 Liu Y J, Ying Z X, Wang S C, et al. Modeling the impact of reproductive mode on masting. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(16): 6284-6291.
 - 6 Wei X Z, Sork V L, Meng H J, et al. Genetic evidence for central-marginal hypothesis in a Cenozoic relict tree species across its distribution in China. *Journal of Biogeography*, 2016, 43(11): 2173-2185.
 - 7 Li Y M, Liu H Y, Chen Z Z. Climate and topography explain range sizes of terrestrial vertebrates. *Nature Climate Change*, 2016, 6(5): 498-502.
 - 8 Li Y M, Liu X, Li X P, et al. Residence time, expansion toward the equator in the invaded range and native range size matter to climatic niche shifts in non-native species. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(10):1094-1104.
 - 9 Li X P, Liu X, Kraus F, et al. Risk of biological invasions is concentrated in biodiversity hotspots. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2016, 14(8): 411-417.
 - 10 Ge J L, Wang Y, Xu W T, et al. Latitudinal patterns and climatic drivers of leaf litter multiple nutrients in Chinese broad-leaved tree species: Does leaf habit matter? *Ecosystems*, 2017, 20(6): 1124-1136.
 - 11 Ge J L, Berg B, Xie Z Q. Leaf habit of tree species does not strongly predict leaf litter decomposition but alters climate-decomposition relationships. *Plant and Soil*, 2017, 419(1-2): 363-376.
 - 12 Zhou Y B, Newman C, Chen J, et al. Anomalous, extreme weather disrupts obligate seed dispersal mutualism: Snow in a subtropical forest ecosystem. *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2867-2877.
 - 13 Chen W W, Zhang Z, Buesching C D, et al. Discrimination behavior mediates foraging quality versus quantity trade-offs: Nut choice in wild rodents. *Behavioral Ecology*, 2017, 28(2): 607-616.
 - 14 Liao J B, Ying Z X, Woolnough D A, et al. Coexistence of species with different dispersal across landscapes: A critical role of spatial correlation in disturbance. *Proceedings of the Royal Society: B-Biological Sciences*, 2016, 283(1830): 20160537.
 - 15 Su L, Xie Z Q, Xu W T, et al. Variability of throughfall quantity in a mixed evergreen-deciduous broadleaved forest in central China. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 2019, 67(3): 225-231.
 - 16 Su L, Xu W T, Zhao C M, et al. Inter- and intra-specific variation in stemflow for evergreen species and deciduous tree species in a subtropical forest. *Journal of Hydrology*, 2016, 537: 1-9.
 - 17 谢宗强, 中国珍. 神农架自然遗产的价值及其保护管理. 北京: 科学出版社, 2018.
 - 18 谢宗强, 中国珍, 周友兵, 等. 神农架世界自然遗产地的全球突出普遍价值及其保护. *生物多样性*, 2017, 25(5): 490-497.
 - 19 周友兵, 徐文婷, 赵常明, 等. 神农架世界自然遗产地两片区间连通的可行性分析与技术设计. *生态学杂志*, 2017, 36(10): 2988-2996.
 - 20 Shen G Z, Xie Z Q. Three gorges project: Chance and challenge. *Science*, 2004, 304: 681.
 - 21 张爱英, 熊高明, 樊大勇, 等. 三峡水库运行对淹没区及消落带植物多样性的影响. *生态学杂志*, 2016, 35(9): 2505-2518.

Long Term Monitoring to Promote Biodiversity Conservation and Ecological Construction in Subtropical Mountainous Areas

XIE Zongqiang XU Wenting SHEN Guozhen XIONG Gaoming

(Shennongjia Biodiversity Research Station, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract The long-term ecological monitoring and research revealed the structure, function, and maintenance mechanism of forest biodiversity and ecosystem in the north subtropical zone, clarified the impact process of disturbance on biodiversity and ecosystem, condensed the global outstanding value of Shennongjia Natural Heritage, and constructed the “corridor stepping stone key habitat” protection system to enhance the ecosystem authenticity of the nature reserve. The key technology system and application mode of biodiversity protection and ecological restoration in national key ecological function areas were proposed. Long term ecological research provides basic theoretical and technical support for forest ecosystem research, biodiversity protection, ecological construction and sustainable economic and social development in north subtropical China.

Keywords Shennongjia National Park, Three Gorges Reservoir Area, World Natural Heritage, species coexistence, forest ecosystem



谢宗强 中国科学院植物研究所研究员，中国科学院神农架生物多样性定位研究站站长。北京生态学学会副理事长。主要从事生物多样性保护研究，尤其是保护生态学和森林生态学研究。发表论文180余篇，其中 *Science* 2篇，*PNAS* 2篇，出版专著7部。《植物生态学报》《生态学报》《林业科学》编委。E-mail: xie@ibcas.ac.cn

XIE Zongqiang Professor of Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Director of Shennongjia Biodiversity Research Station. He currently serves as Vice President of Beijing Ecological Society and editorial member of *Journal of Plant Ecology*, *Journal of Ecology*, *Scientia Silvae Sinicae*, respectively.

Focusing on the hot issues of biodiversity conservation, he has devoted himself to the research of conservation ecology and forest ecology, and has published more than 180 papers, including 2 papers on *Science*, 2 papers on *PNAS* and authored 7 books.

E-mail: xie@ibcas.ac.cn

■责任编辑：张帆